

LES OXYURIDÉS D'ÉCUREUILS RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE ET ÉVOLUTION

PAR

J.-P. HUGOT

INTRODUCTION

Les Oxyuridés sont connus chez de nombreux mammifères et se sont particulièrement diversifiés chez les Marsupiaux, les Primates et les Rongeurs. Les caractères les plus utilisés dans l'étude de leur évolution sont :

— d'une part, la morphologie des organes génitaux mâles et des œufs, qui évolue relativement lentement et permet par conséquent de préciser les affinités des principales lignées entre elles (sous-familles et genres essentiellement) ;

— d'autre part, la morphologie des structures céphaliques qui évolue beaucoup plus rapidement et permet donc d'étudier la succession des formes dans des groupes plus restreints (à l'intérieur des genres ou des sous-genres par exemple).

Le plus souvent, à un groupe d'hôtes particulier, correspondent, soit un seul genre d'oxyures, soit plusieurs genres étroitement apparentés. Les Scieuridés font exception à cette règle¹. Leurs oxyures appartiennent en effet à sept genres que leurs affinités morphologiques permettent de distribuer dans trois groupes bien distincts :

- 1) Oxyures dont des formes voisines sont connues chez les Primates : trois genres.
- 2) Oxyures dont des formes voisines sont connues soit chez des Bovidés, soit chez des Dermoptères : un seul genre.
- 3) Oxyures dont des formes voisines sont connues chez d'autres Rongeurs : trois genres.

I. — *Oxyures voisins de ceux connus chez des Primates.*

Trois genres : *Enterobius*, *Lemuricola* et *Rauschneria*.

1. Le genre *Enterobius* rassemble les oxyures de tous les Primates catarhiniens et de l'homme. Une espèce de ce genre est rencontrée chez un écureuil Xerini d'Afrique australe (*Geosciurus*). On peut interpréter ce parasitisme comme résultant d'un phénomène de capture relativement récent puisqu'il n'aboutit chez l'hôte nouveau qu'à une spéciation. Les espèces les plus proches du parasite de cet écureuil sont rencontrées chez les Colobinés.

¹ Les Scieuridés sont connus dans le monde entier sauf Madagascar et l'Australie. On connaît leurs oxyures dans toutes les régions qu'ils habitent, sauf la région néotropicale.

2. Le genre *Lemuricola* est rencontré actuellement soit chez les Lémurins malgaches, soit chez les Lorisinés orientaux (les Lorisinés éthiopiens ne semblent pas héberger d'oxyures). Une espèce de ce genre est rencontrée dans la région néarctique chez *Sciurus carolinensis*, *Sciurus niger* et *Glaucomys volans*, et en Europe chez *Sciurus vulgaris*. Cette espèce est nettement différente des autres *Lemuricola* et a, pour cette raison, été placée dans un sous-genre particulier : *Rodentoxyuris*. Dans ce cas, il y a également eu capture, mais le phénomène peut être considéré comme ancien, puisqu'il a abouti à une différenciation marquée chez l'hôte nouveau.

La présence de la même espèce de part et d'autre de l'Atlantique paraît difficile à interpréter du point de vue de la paléogéographie. En effet, si les Lémuriens ont vécu en Amérique du Nord et en Europe au début du Tertiaire, ils ont disparu de ces régions bien avant l'apparition des premiers écureuils.

3. Le genre *Rauschtineria* ne parasite que des écureuils. On y connaît deux espèces : la plus primitive est rencontrée chez *Eutamias*, la plus évoluée chez *Citellus*. Ces espèces, qui ne sont connues que dans la région néarctique, ont des affinités morphologiques avec le genre *Lemuricola* et également avec un autre genre néarctique, parasite de rongeurs *Hétéromyidés*. Ces oxyures sont donc probablement issus d'un groupe primitif qui s'est diversifié principalement en Amérique du Nord.

II. — Oxyures voisins de ceux connus chez les Bovidés et les Dermoptères : *Citellina*.

Le genre *Citellina*, parasite d'écureuils, et le genre *Skrjabinema*, parasite de bovidés, semblent dériver tous deux du genre *Auchenacantha*, parasite de *Dermoptères*, qui présente les caractères les plus primitifs.

On rencontre *Citellina* dans :

1. la région paléarctique : chez *Sciurus vulgaris* (en Chine) et *Pteromys volans* (dans toute son aire de répartition) ;
2. la région orientale : chez différentes espèces du sous-genre *Callosciurus* (*Tamiops*) (dans toute son aire de répartition) ;
3. la région holarctique : chez *Citellus* et *Marmota* (des Alpes au Mexique).

À chaque genre d'écureuil correspond chez les oxyures un type de structures céphaliques particulier et les relations phylétiques que l'on peut supposer entre ces différents types conduisent aux hypothèses suivantes :

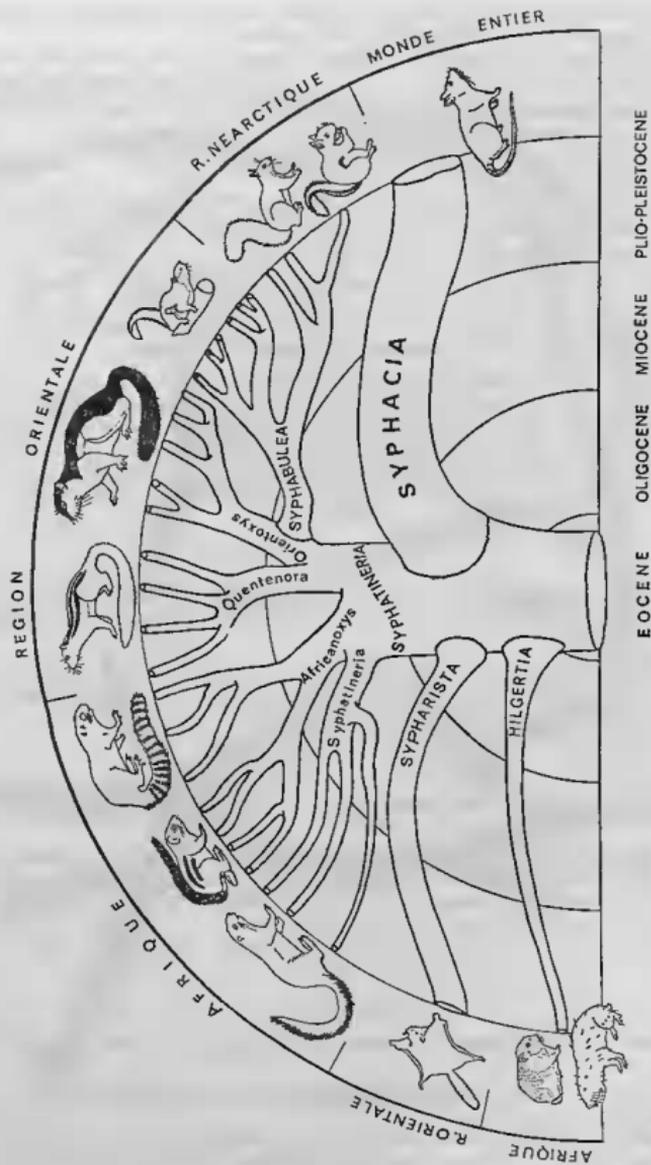
- a) le genre *Citellina* se serait d'abord différencié chez des écureuils arboricoles paléarctiques : *Sciurus* et *Pteromys* ;
- b) secondairement il aurait été capturé par *Tamiops*, dont l'aire de répartition occupe du Sud de la Chine au Sud de l'Himalaya une position frontière entre les régions paléarctique et orientale ;
- c) sa capture ultérieure par des écureuils terrestres d'origine néarctique aurait abouti à une différenciation plus marquée des structures céphaliques chez les hôtes nouveaux et à la dissémination de ces formes nouvelles dans l'aire de répartition de leurs hôtes ;
- d) des deux formes holarctiques, la plus primitive est rencontrée chez *Citellus*, la plus évoluée chez *Marmota*.

III. — Oxyures voisins de ceux rencontrés chez d'autres Rongeurs.

Ils appartiennent à trois genres différents : *Sypharista*, *Syphatineria* et *Syphabulea* qui parasitent exclusivement des écureuils et forment avec le genre *Hilgertia*, parasite de *Ctenodactylidés*, et le vaste genre *Syphacia*, parasite de l'ensemble des Muroidea, la sous-famille des Syphacinea (fig. 1).

1. Le genre *Syphatineria* est rencontré :

— dans la région paléarctique avec une seule espèce, très primitive, chez *Atlantozerus* au Maroc ;



— dans la région éthiopienne avec deux espèces primitives chez *Xerus* et un groupe d'espèces plus évoluées réparties chez les *Protoxerini* et les *Funambulini* ;

— dans la région orientale avec un groupe d'espèces peu évoluées chez les *Funamhulini*, un groupe très évolué chez les *Callosciurini*.

2. Le genre *Syphabulea*. Les caractères morphologiques des *Syphabulea* permettent de les considérer comme les formes hyperévoluées des parasites de *Callosciurini*. On les rencontre dans :

— la région orientale, chez quelques *Callosciurini*, mais surtout chez les écureuils volants appartenant aux genres *Hypopetes*, *Iomys* et *Ptilocercus* ;

— la région holarctique où une même espèce parasite *Sciurotamias* en Chine, *Tamiasciurus* et *Glaucomyssabrinus* au Canada, et une deuxième espèce *Glaucomyssabrinus* dans l'est américain.

3. Le genre *Sypharista* est rencontré :

— dans la région paléarctique : au Japon chez un *Petaurista*, avec une seule espèce très primitive ;

— dans toute la région orientale où il parasite régulièrement le genre *Ratufa* et les écureuils volants appartenant aux genres : *Petaurista*, *Petinomys* et *Pteromyscus*.

L'étude des caractères morphologiques des *Sypharista* montre qu'ils ont évolué parallèlement aux *Syphatineria*, mais en conservant une série de caractères primitifs que l'on rencontre également chez les espèces les moins évoluées des autres genres de la sous-famille, et en particulier, chez l'unique espèce du genre *Hilgertia*, parasite de *Ctenodactylidés* en Afrique du Nord qui représente assez bien le type ancestral dont ont pu dériver toutes les autres formes. Il semble donc que tout ce groupe se soit initialement développé chez des Rongeurs primitifs dans la région paléarctique.

IV. — Chronologie (fig. 2).

L'histoire des oxyures d'écureuils semble s'être déroulée selon trois épisodes principaux correspondant chacun à une époque particulière de l'histoire paléontologique des mammifères :

Paleogène.

1. Différenciation chez des mammifères anciens de trois grands groupes d'oxyures :

- a) *Lemuricola* chez les Lémuriens.
- b) *Auchenacantha* chez les Dermoptères.
- c) *Hilgertia* chez les *Ctenodactylidés*.

2. Dans chacun de ces groupes initiaux, des parasites se spécialisent chez les premiers écureuils et donnent naissance à quatre grandes lignées :

- a) *Lemuricola* donne *L. (Rodentonyuris)* chez les écureuils arboricoles néarctiques.
- b) *Auchenacantha* donne *Citellina* chez les écureuils arboricoles paléarctiques.
- c) *Hilgertia* va donner naissance à deux lignées distinctes :

Syphatineria chez les premiers *Xerini* en Europe,

Sypharista chez les écureuils arboricoles dans la région orientale.

Neogène.

1. Chaque lignée se développe et occupe une des régions dans lesquelles se différencient les écureuils :

— région néarctique : *Lemuricola (Rodentonyuris)* chez *Sciurus* puis *Glaucomyssabrinus* ; *Rauschneria* chez *Eutamias*, puis *Citellus* ;

— région paléarctique : *Citellina* chez *Sciurus* et *Pteromys*, puis chez *Citellus* et *Marmota*

— région orientale : *Sypharista* chez *Ratufa*, *Petaurista*, *Petinomys* et *Pteromyscus* ;



— région éthiopienne : *Syphatineria* chez les Xerini, puis chez les *Funambulini* et *Protozerini*.

2. Secondairement, deux de ces lignées vont s'étendre à d'autres régions :

— *Citellina* : va devenir holarctique, véhiculée par les Marmotini.

— *Syphatineria*, probablement véhiculée par les *Funambulini*, va envahir la région orientale où, concurrençant *Sypharista*, elle va coloniser l'ensemble des écureuils arboricoles et avec *Syphabulea* certains écureuils volants : *Hylometes*, *Iomys* et *Ptilocercus*.

Pleistocène.

Syphabulea traverse le détroit de Behring, véhiculée par les *Tamiasciurini* ; capturée par les *Glaucomys*, elle atteint avec eux son extension maximale.

Conclusion.

1. Si l'on considère les oxyures de l'ensemble des écureuils on constate, au contraire de ce que l'on peut observer chez d'autres mammifères, que ces parasites appartiennent à des groupes d'origine très variée ; il semble qu'il faille considérer ce phénomène comme résultant de la simultanéité de deux événements :

- a) la dispersion des écureuils,
- b) la différenciation des Oxyuridés,

qui a permis que ces rongeurs soient infestés localement par les parasites d'autres mammifères écologiquement et géographiquement voisins : Lémuriens, Dermoptères, Ctenodactylidés.

2. Il n'existe pas de lignée parasitaire spécifique aux écureuils volants : dans chacune des régions zoogéographiques où ces animaux sont rencontrés, ils sont parasités par le même genre et parfois la même espèce d'Oxyuridé que les écureuils arboricoles qui sont leurs voisins géographiques ; en outre, dans la plupart des cas, les écureuils vrais peuvent être considérés comme les hôtes primitifs de ces oxyures ; ces observations s'accommodent bien d'une origine polyphylétique des écureuils volants, dont l'hypothèse est suggérée par une série de travaux récents.

3. Les mêmes observations suggèrent qu'il puisse exister un lien entre les écureuils du genre *Ratufa* et certains écureuils volants qui leur sont sympatriques et hébergent les mêmes parasites : *Petaurista*, *Petinomys*, et *Pteromyscus*.

DISCUSSION

SPRENT. — What is the food of the Oxyuridae ?

HUGOT. — Je ne sais pas. La biologie de ces parasites est encore très mal connue.

SPRENT. — Do any species occur in Carnivorous animals ?

HUGOT. — Non. Les quelques cas rapportés peuvent tous être considérés comme accidentels : le carnivore avait avalé l'hôte et son oxyure.

SPRENT. — Do any species occur in Hyracoidea ?

HUGOT. — Oui. Le spectre d'hôte des Oxyures de Mammifères est limité à certains groupes. Ces parasites ont principalement réussi chez les Rongeurs, les Primates et les Lagomorphes ; on trouve également des formes assez variées, et dont l'étude complète n'a pas encore été faite chez certains Marsupiaux australiens. En dehors de ces animaux qui hébergent la quasi-totalité des espèces connues, on connaît : une espèce chez les Équidés, une espèce chez les Rhinocéros africains, une espèce chez le Mouton domestique, une autre chez le Renne, un petit groupe d'espèces chez les Dermoptères, et enfin une dernière espèce semble commune à tous les Hyracoidea. Dans ce spectre d'hôtes très particulier, existent des hiatus curieux au sein même de groupes privilégiés comme ceux des Primates et des Rongeurs. Par

exemple, il semble que les Lorisinés éthiopiens n'aient pas d'oxyures, alors que leurs cousins orientaux sont fréquemment parasités ; chez les Rongeurs, on ne connaît aucun oxyure chez les formes fouisseuses (Geomysidés, Myospalacins, Spalacidés, Batherygidés, à une exception près), non plus que chez les Gliroidés (qui n'ont pas de caecum, il est vrai), ni chez les Dipodoidés, non plus que chez le castor ou le rat de Gambie (*Cricetomys*). Doit-on chercher l'explication de cette répartition des oxyures de mammifères dans le comportement ou l'écologie de leurs hôtes ? Les oxyures ont, en effet, un cycle monoxéne, court, et l'autoinfestation (caecotrophie) semble essentielle dans beaucoup de cas.

MAILLARD. — Il n'existe pas d'écureuils à Madagascar ; comment expliquez-vous alors la présence d'un oxyure de Lémuriens (*Lemuricola*) chez les écureuils d'Amérique du Nord et d'Europe ?

HUGOT. — Je ne l'explique pas et j'espérais que les vertébrologistes auraient une idée sur la question. Des « Lémuriens » ont vécu dans ces régions au début de l'Éocène, mais ils en ont disparu bien avant l'apparition des premiers écureuils, il faudrait donc imaginer qu'un hôte aujourd'hui disparu ait pu prendre le relais. D'autre part, les Lorisinés éthiopiens ne peuvent malheureusement nous fournir de données supplémentaires puisque, malgré de nombreuses recherches, aucun oxyure n'a jamais été découvert chez eux. Enfin, en ce qui concerne la présence, de part et d'autre de l'Atlantique, de la même espèce du genre *Lemuricola* chez les écureuils du genre *Sciurus*, on ne peut totalement exclure que ce parasite ait été introduit en Europe par *S. carolinensis*, écureuil d'origine néarctique implanté dans les îles britanniques au début du siècle et qui s'y est rapidement multiplié ; toutefois, cet écureuil n'a jamais été acclimaté sur le continent, alors que *S. vulgaris* y est régulièrement parasité par *Lemuricola sciuri*, qui a été signalé en Tchécoslovaquie, en Suisse et en France.

HOFFSTETTER. — La distribution du genre *Lemuricola* chez les Primates appelle quelques remarques. En premier lieu, ce ne sont pas à proprement parler des « Lémuriens » qui ont vécu en Europe et en Amérique du Nord à l'Éocène, mais des Adapiformes. Ils y apparaissent à la base de l'Éocène comme des immigrants, dont l'origine peut être recherchée en Asie (quelques représentants éocènes mal connus et discutés ; deux genres, *Indraloris* et *Sivaladapis* du Miocène supérieur, attribués au même groupe par Gingerich et Sahni, 1979), mais plutôt en Afrique (où ont dû vivre, nécessairement, les ancêtres des Lémuriformes malgaches). Par ailleurs, il est curieux que les seuls Primates actuels attaqués par *Lemuricola* soient des Lémurins malgaches et des Lorisinés orientaux. Cette distribution disjointe ne peut guère s'expliquer que par l'extinction de parasites du même genre qui auraient vécu sur des hôtes africains au début du Tertiaire !

DENYS. — A-t-on rencontré le genre *Hilgertia* qui parasite le *Ctenodactylus* chez d'autres Rongeurs ?

HUGOT. — Le genre *Hilgertia* ne comprend pour le moment qu'une seule espèce, qui a toujours été décrite chez le Gundi (*Ctenodactylus gundi*). Cette espèce a été signalée une fois chez un *Heterocephalus glaber* (Batherygidé) en Éthiopie, mais uniquement par des femelles (or, chez les Oxyuridés, il est pratiquement impossible de reconnaître une espèce sans avoir examiné les mâles). On peut, dans ce dernier cas, envisager soit :

— une capture dans le sens Ctenodactylidés — Batherygidés, mais le Gundi n'existe pas en Éthiopie ;

— l'existence chez les Batherygidés de parasites encore inconnus et voisins de ceux des Ctenodactylidés, et il serait alors du plus haut intérêt de pouvoir les étudier.

HOFFSTETTER. — Les Ctenodactylidae, actuellement cantonnés en Afrique du Nord, ont leur origine en Asie (fossiles oligocènes en Asie orientale) ; ils ont pénétré en Afrique au Miocène et se sont éteints ailleurs. On peut se demander si ces Rongeurs sont arrivés en Afrique déjà porteurs du parasite *Hilgertia* (ou d'une forme ancestrale), ou s'ils ont été infestés par des Syphaciinés antérieurement présent en Afrique ou d'autres hôtes.

HUGOT. — On ne peut actuellement trancher. Le fait que les autres genres de la sous-famille aient, semble-t-il, évolué d'abord dans la région paléarctique, en particulier les parasites de Xerini, semble appuyer la première hypothèse ; par contre, on trouve en Afrique, chez des Rongeurs anciens et autochtones, comme les Anomaluridés et les Petromuridés, des oxyures qui ont de nombreux caractères rappelant ceux des Syphaciinés, ce qui serait un argument en faveur de la seconde hypothèse.

DENYS. — Existe-t-il des Oxyuridés chez les Pedetoides, groupe endémique d'Afrique, apparu au Miocène, et dont les relations systématiques sont mal connues ?

HUGOT. — Oui. On a signalé une fois chez un *Pedetes* des oxyures appartenant au genre *Evaginuris*, qui est rencontré normalement chez les Hystriacidés et chez certains Caviomorphes. Mais les oxyures le plus souvent rencontrés chez cet hôte sont typiques de Léporidés.

- FAIN.** — Le *Pedetes* est parasité par le genre *Zumptiella*, qui est le genre le plus primitif dans la famille Hala-rachnidae. Cette espèce vit dans les voies respiratoires supérieures. Le genre est aussi représenté par une 2^e espèce chez un *Cynictis* (Carnivore), qui est probablement le prédateur du 1^{er}. Ce même genre existe chez 2 espèces de Sciuridae, l'une en Amérique du Nord, l'autre en Asie.
- HOFFSTETTER.** — La note de J. C. Quentin a fait connaître le genre *Evaginuris*, observé seulement chez des Hystricidés du Vieux Monde et sur quelques Caviomorphes américains (*Erethizon*, *Coandou*, *Dinomys*). Cette observation appuie solidement la légitimité du regroupement des Rongeurs Hystricognathes (et donc l'origine africaine des Caviomorphes). L'argument serait encore plus fort si le même parasite était découvert chez des Thyronomides et/ou des Bathyergidés, car l'attribution des Hystricidés (dont l'histoire est mal connue) aux Phiomorphes n'est pas admise par tous les spécialistes. Par ailleurs, J. P. Hugot nous annonce la découverte, chez divers Caviomorphes (dont *Hydrochoerus*), d'Oxyuridés apparentés à *Evaginuris*, mais dérivés d'un tronc plus primitif. Cela pose d'autres problèmes et l'on ne peut que souhaiter la publication prochaine des observations correspondantes.
- HUGOT.** — Rien n'a pour le moment été décrit chez *Thryonomys*. En ce qui concerne les Caviomorphes, de nouveaux éléments sont en effet apparus depuis la communication de J. C. Quentin concernant le genre *Evaginuris*. On rencontre en Amérique du Sud, chez des Caviomorphes autres que les Erethizontidés et Dinomyidés des oxyures parents des *Evaginuris* et qui pourraient dériver directement du stock néotropical de ce genre. Il s'agit du genre *Octodonthoxys*, parasite d'*Octodon degus*, et du genre *Helminthoxys*, qui a été décrit chez *Lagidium*, *Capromys*, *Caviella*, *Dasyprocto* et *Cercomys*. Quelques arguments morphologiques semblent indiquer que le genre *Helminthoxys* serait le plus évolué. La filiation se serait donc faite dans le sens *Evaginuris* → *Octodonthoxys* → *Helminthoxys*. D'autre part, un autre genre, *Protozoophoga*, présente, par rapport à ces trois genres, des caractères si archaïques que l'on doit le faire dériver du tronc commun aux *Evaginuris* africains et néotropicaux avant leur séparation. L'origine de ce parasite serait donc gondwanienne. La seule espèce actuellement connue dans le genre *Protozoophoga* parasite *Hydrochoerus* au Venezuela.
- BEVERIDGE.** — Pensez-vous que les oxyures de Marsupiaux australiens soient apparentés à ceux d'autres mammifères ?
- HUGOT.** — Je n'ai jamais encore examiné de tels oxyures. Toutefois, les Marsupiaux sud-américains, qui sont carnivores, et les Marsupiaux australiens carnivores n'ont pas d'oxyures. Il paraît donc peu probable que les Marsupiaux herbivores australiens aient hérité leurs oxyures d'ancêtres gondwaniens. Si l'origine de ces parasites est australienne, il ne peut s'agir que d'oxyures dérivés de ceux des reptiles locaux, ou de ceux des Muridés australiens endémiques.